Phénomènes de microévolution dans les populations planktiques d'eau douce

Par

EDGARDO BALDI

(Istituto Italiano d'Idrobiologia «Dott. Marco de Marchi», Pallanza e Varenna)

(Avec 7 figures dans le texte)

I. Points de vue génétiques en Limnologie

Est-ce que le monde des eaux continentales présente des faits évolutifs, analogues ou différents de ceux que nous connaissons sur la terre ferme? Est-ce que le matériel hydrobiologique des eaux douces présente des problèmes particuliers qui peuvent nous aider à comprendre les mécanismes de l'évolution générale? Est-ce qu'il peut se prêter, grâce à quelque particularité de comportement ou de distribution, à des observations fructueuses ou même à une expérimentation intéressante?

En effet, c'est surtout la terre ferme, c'est le peuplement vivant des terres émergées, c'est la surface des continents, avec son articulation morphologique et écologique, avec son découpement en habitats et en territoires, qui a alimenté la recherche en fait d'analyse des phénomènes de microévolution. Le rôle de protagoniste dans ces travaux est presque toujours joué par des animaux terricoles: des Insectes, des Oiseaux, des petits Mammifères.

Il n'est presque jamais question de la mer actuelle — et encore moins des eaux continentales, si l'on excepte quelques exemples récents tirés des Poissons.

Cela signifie-t-il que le matériel dulçaquicole s'est soustrait à l'évolution, ou que l'on ne peut pas y trouver une documentation d'évolution?

Il n'y a aucune raison a priori de le croire. Seulement, le problème doit être posé d'une manière différente et ce matériel étudié avec d'autres critères, puisque, comparé avec un grand fond de mer ou un bouclier continental, un réseau fluvio-lacustre est éphémère et la question fondamentale devient une question de durée.

Ce que nous croyons est que le matériel hydrobiologique des eaux douces, le plankton surtout qui en représente la communauté la plus caractéristique, n'a pas été exploité du point de vue de la génétique de populations, tandis qu'il l'a été du point de vue systématique, biogéographique, écologique, biocénotique.

Or, le plankton des eaux douces nous semble à bien des égards offrir des conditions de «gisement» particulièrement favorables à des recherches portant sur la dynamique générale des populations, sur les équilibres des fréquences géniques au sein de ces populations, sur quelques mécanismes de microévolution.

C'est de cette route que nous avons essayé, avec nos collaborateurs, pendant ces dix dernières années et nous allons résumer ici les résultats principaux que nous en avons tirés jusqu'à présent.

Evidemment, c'est dans les conditions particulières de «gisement» du matériel dulçaquicole, et du plankton surtout, qu'il faut chercher le style des réponses qu'il peut nous donner. Nous fausserions route en y cherchant, par exemple, des séries historiques; c'est surtout dans le domaine de la spéciation actuelle que nous pouvons nous attendre des résultats.

Le problème qui s'est imposé depuis le commencement, par son ubiquité et son inévitabilité, a été celui de l'isolement des populations, lié aux caractères essentiels du réseau fluvio-lacustre et représentant la condition fondamentale de «gisement» des populations lacustres.

L'idée de départ est simple, et en vertu de sa simplicité même, elle a été exprimée plusieurs fois. Comme les lacs constituent, pour ainsi dire, des îles d'eau dans la terre ferme, et comme leur peuplement est isolé de celui des territoires environnants aussi nettement que le peuplement d'une île est isolé de celui des eaux qui l'encerclent, tous les problèmes des faunes et des flores des îles véritables doivent se présenter à nouveau pour les faunes et les flores lacustres.

Jusqu'à un certain point, l'analogie est assez bonne; les colons qui, d'une façon quelconque, parviennent à une île, à s'y maintenir et s'y reproduire, sont désormais retranchés de leurs confrères et ne peuvent plus se croiser avec eux; la destinée de leur descendance est désormais bornée aux gènes qu'ils ont emportés avec soi; le génotype qui va se stabiliser en conditions d'équilibre de la population avec son nouveau milieu, sera en fonction du cheptel génique importé et des processus sélectifs que le nouveau milieu va y opérer.

Il est de règle que le systématicien reconnaisse les résultats de ce processus, lorsqu'ils ont opéré pendant un temps suffisant, en tant qu'une nouvelle forme systématique digne d'être baptisée avec un nom nouveau.

Qu'il nous soit permis de souligner le caractère largement arbitraire de cette sanction systématique. Le niveau morphologique auquel l'on s'autorise de parler d'une nouvelle espèce ou d'une nouvelle race est un niveau conventionnel, dépendant du degré de finesse de la systématique du groupe et de la perspicacité de l'observateur. La spéciation s'amorce au niveau des populations, au moment où une disjonction quelconque peut s'opérer.

Mêmes phénomènes dans un lac, comme il est aisé d'entendre. Mais, tandis que l'île représente une exception pour les peuplements terrestres, qui sont continus en voie de principe, le «phénomène de l'île» représente la règle pour les peuplements lacustres, dont la condition ordinaire est la discontinuité. Tandis que le milieu marin est en général continu, tandis que les surfaces des continents sont aussi continues et des articulations y sont créées secondairement par des conditions climatiques, morphologiques, écologiques — le milieu des eaux continentales est par sa nature même discontinu, et le phénomène

de l'île, ailleurs exceptionnel, y représente la condition ordinaire pour le peuplement.

Le réseau fluvio-lacustre est bien continu et l'eau y coule incessamment de l'atmosphère à la mer, mais cette continuité est purement hydrographique. Au point de vue du peuplement biologique, les lacs sont en général isolés, puisque le peuplement caractéristique de leurs eaux, le plankton en particulier, ne passe pas de l'eau tranquille des lacs, aux eaux courantes des fleuves qui les drainent — et s'il y passe, de règle il n'y persiste pas en tant que communauté stable.

En Italie, ce problème a été étudié pour quelques systèmes fluvio-lacustres de la vallée du Po; il se peut que le déversoir d'un lac emporte, avec l'eau qu'il soustrait au bassin, le plankton qu'elle contient; il se peut encore que ce plankton arrive à survivre quelque temps au sein des eaux fluviales, mais il n'y a pas de véritable potamoplankton dans les eaux courantes que nous avons étudié jusqu'à présent. C'est-à-dire qu'il n'y a pas de continuité biologique — surtout pour le plankton — entre les rivières et les lacs.

L'ensemble des eaux continentales se présente à nous alors comme un monde où l'insularité est de règle. Ce qui frappe le plus, c'est la ressemblance de ce monde, réellement existant en nature, avec la condition requise par la théorie de SEWALL WRIGHT pour qu'un système de populations appartenant à une espèce ait un maximum de probabilités de donner origine à des formes nouvelles.

L'isolement de formes terricoles dans des îles véritables amène, comme on le sait depuis bien longtemps, à la formation de races et d'espèces particulières. L'isolement en général, par des mécanismes quelconques de fragmentation de l'espèce en groupes reproductivement retranchés, mène aux mêmes conséquences. On doit donc s'attendre à ce que, dans les eaux continentales, ce mécanisme qui joue du moment même où un bassin se peuple, ait porté aux extrêmes conséquences et que les systèmes lacustres de la Terre nous offrent une riche moisson de formes endémiques.

Or, ce que l'on rencontre dans la bibliographie c'est exactement la notion opposée: le petit nombre des espèces planktiques, et leur cosmopolitisme. Cette contradiction va trouver une explication dans une meilleure connaissance des faits — et c'est par elle même que les eaux continentales nous offrent un exemple et un modèle de la manière tâtonnante et zigzaguante dont il est probable que l'évolution en général ait procédé.

Si la fragmentation et l'isolement représentent la condition ordinaire des eaux continentales, cette «clôture» doit être entendue *cum grano salis*. Des colons sont parvenus au bassin à un certain moment, en y constituant la souche d'un certain peuplement spécifique qui va revêtir le caractère d'un génotype endémique. D'autres vont suivre, et un enchaînement d'espèces va bâtir les fondements d'une biocénose qui s'échelonne des sociétés extrêmement pauvres des lacs alpins élevés à l'extrême complication des lacs eutrophisés. La vitesse avec laquelle peut se peupler un bassin nouvellement formé est là pour nous montrer que ces phénomènes de colonisation, d'ensemencement

des bassins lacustres sont continuellement à l'œuvre et jouent sans répit, même si la plus grande partie de leur activité est destinée à ne point donner de résultats durables. Les peuplements soudains des flaques temporaires sont apportés surtout par la circulation atmosphérique, tandis que le repeuplement des étangs périodiques, qui explose en peu de jours après la fin de la sécheresse se fait surtout par les formes de résistance qui ont estivé dans la vase, puisque le peuplement reprend d'une année à l'autre la même physionomie générale. Mais même dans des lacs véritables, créés à nouveau par l'œuvre de l'homme, nous avons assisté à des peuplements surprenants par leur rapidité. Les lacs d'Ampollino et d'Arvo, dans le massif de la Sila, en Calabre, ont été créés en 1932; cinq ans après, un plankton complet, comprenant des Entomostracés, était développé dans le premier; dans le deuxième, d'un volume de plus que 67 millions de mètres cubes, neuf ans après, s'était épanoui un plankton très riche, comprenant entre autres une énorme population d'un Copépode d'ailleurs assez rare: le *Mixodiaptomus kupelwieseri*.

Cet exemple est frappant; mais il y en a beaucoup d'autres, qui sont à l'étude, parmi les bassins hydro-électriques bâtis en grand nombre dans les Alpes. Ils représentent un champ d'un très grand intérêt pour l'étude quantitative du peuplement *ab initio* d'un milieu nouveau, opportunité qu'il serait malaisé de retrouver ailleurs.

Mais le peuplement d'un espace vide — d'un lac nouveau — est une exception, un cas qui en nature est peu fréquent et génétiquement facile; s'il n'y a pas de conditions prohibitives, l'espèce prend pied, faute de concurrence. Ce n'est pas cela qui arrive d'ordinaire. Le rôle génétique des migrations c'est d'essayer à introduire des gènes nouveaux dans des complexes géniques préexistants et équilibrés; c'est par là qu'elles jouent dans la microévolution.

Mais, pour que le problème sorte du vague, il faut donner une expression quantitative à l'afflux des gènes et au déplacement d'équilibres géniques qu'ils peuvent déterminer.

Des colons arrivent continuellement aux bassins, apportés par l'atmosphère, emportés par les Insectes, par les Oiseaux, par le bétail; on en connaît nombre d'exemples célèbres, consignés dans la bibliographie. Mais ces moyens de transport ne se prêtant pas à une évaluation quantitative, ne sont pas d'un grand secours. En ce sens, le problème peut être abordé d'un autre côté. Nous avons vu que l'émissaire peut transporter passivement des individus vivants pendant un certain trait de son cours, d'autant plus loin que ses eaux sont plus tranquilles. S'il rencontre une deuxième cuvette lacustre sur son cours, il peut y apporter un certain flux de matériel vivant, quantitativement déterminable, capable de s'y installer et d'essayer d'y surmonter les résistances de la population locale.

Tonolli a pu donner une première démonstration de ce phénomène. Dans la vallée de Bognanco (Val d'Ossola) une dizaine de lacs alpins hébergent des populations du Copépode *Arctodiaptomus bacillifer* dont le phénotype diffère (d'une façon statistiquement significative, affirmée par l'analyse de la variance) pour chaque lac. C'est-à-dire qu'il y a un certain degré de dif-

férenciation biométrique dans l'ensemble de ces populations. Deux parmi ces lacs, logés dans un vallon secondaire, sont réunis par un ruisseau où un filet-trappe a montré l'existence d'individus encore vivants, qui du lac supérieur parviennent au lac inférieur. L'analyse de la variance, répétée pour ces deux lacs réunis par le ruisseau, a montré un degré de différenciation biométrique significativement moindre que pour le cas général. Il y a donc une migration, et il y a des effets génétiques de cette migration sur la population accueillante.

Il s'agit maintenant — et nous sommes en train de le faire — de travailler sur un cas hydrographiquement favorable, qui consente une évaluation quantitative du phénomène et de ses conséquences génétiques.

Dans un ordre d'idées analogue, une évaluation quantitative de ces «injections» pourra être accomplie dans les cas de connexion artificielle entre deux lacs opérée par des conduites forcées, parcourues par l'eau dans les deux sens, suivant la saison (cas des lacs de Ledro et de Garda; de Molveno et de Santa Massenza); ces recherches sont actuellement en cours. L'avenir va dire si cette façon d'aborder expérimentalement le problème des migrations et de leur efficacité génétique dans les eaux douces va être fructueuse. Dans tous les cas cités, il s'agit de populations naturelles dans un milieu naturel, soumises à un fait de migration auquel elles peuvent réagir dans le libre jeu de la concurrence et de la sélection.

Une expérience de ce genre et qui a duré vingt-cinq ans a été conduite dans le lac de Nemi par WOLTERECK et D'ANCONA. Le lac était peuplé par une Daphnie indigène du groupe *longispina;* en 1913 WOLTERECK a essayé d'y introduire des ephippiums d'une Daphnie danoise du groupe *cucullata.* Les faits qui se sont ensuivis et qui ont été etudiés presque seulement d'une façon qualitative, ont été très compliqués et peu clairs, d'autant plus que le lac luimême, vidé presque complètement pour en retirer les nefs romaines de Caligule, et laissé ensuite se remplir à nouveau, a été assujetti à un bouleversement considérable de sa trophie. Il paraît que les deux espèces ont pu survivre côté à côté pendant un temps, avec des remarquables fluctuations de densité et des prononcées variations phénotypiques; il paraît encore que la *cucullata* a enfin disparu du lac, tandis que la *longispina* y persiste encore. Mais il est évident que de pareilles expériences, tellement compliquées et incertaines, il est difficile de tirer des conclusions qui nous aident à éclaircir nos idées sur les fonctions génétiques des migrations.

Nous avons donc essayé de montrer que, en principe, le monde vivant des eaux continentales, et le plankton surtout, par la manière même dont il gît dans son milieu, présente des conditions qui nous semblent particulièrement favorables pour l'analyse de deux aspects de la microévolution: les conséquences génétiques de l'isolement et l'action de la migration, en tant que modificatrice de fréquences géniques. Comme ces phénomènes se déroulent au sein de populations dont la structure d'abord et la persistance ensuite jouent un rôle déterminant, il nous faut compter sur ce que nous savons des populations planktiques.

II. La population planktique

On entend et on lit encore assez souvent que le plankton est constitué par des organismes de très petites dimensions, qui flottent ou qui planent entre deux eaux, passivement, au gré des conditions du milieu qui en contrôlent la distribution.

Comme tout planktologue le sait, ce n'est pas toujours ainsi, et c'est même assez rare qu'un organisme du plankton se conforme entièrement à cet idéal extrêmement simplifié. Quant à la manière de se soutenir dans l'eau et à la passivité du comportement, les choses se présentent bien plus compliquées, et d'ailleurs pas du tout complètement éclaircies. Ce qui est un fait établi c'est que la plus grande part des organismes du plankton possèdent des moyens de locomotion et qu'ils s'en servent. Alors, la passivité du comportement devient une question relative, dépendant du rapport qui existe entre la puissance motrice de l'organisme et le momentum de la masse d'eau qui tend à le transporter avec soi. La distinction entre plankton et nekton n'a pas beaucoup de sens à nos yeux: un Copépode bon nageur, long de deux millimètres, peut parcourir dans ses bonds soudains quelques centimètres, mettons deux, dix fois sa longueur; la *Daphnia magna,* organisme lourd et maladroit, parcourt tout de même son centimètre à la seconde. Ces capacités de translation, en tenant compte de la taille, sont du même ordre que celles d'un Poisson pélagique en nage normale. L'analyse du phytoplankton lui-même donne des surprises: il est bien plus mobile qu'on ne le pense d'ordinaire.

Ces déplacements ne s'effectuent point au pur hasard: ils sont orientés par des conditions du milieu, par des stimulations générales auxquelles la masse des organismes du plankton réagit à peu près dans le même sens. Le résultat est statistique: quoique les trajectoires individuelles ne montrent en général pas d'orientation commune, après un temps la distribution moyenne du peuplement a changé. La réaction est différente suivant les espèces; le temps requis est en fonction des capacités locomotrices de la catégorie. Une passivité subsiste seulement en fonction d'un mouvement de masses d'eau qui entraînent avec elles leur peuplement; ce mouvement, irrésistible pour les uns, peut ne point l'être pour les autres.

Mais l'idée d'un plankton immobile ou presque, en suspension passive, s'est assez profondément enracinée et elle a entraîné avec soi la conception d'une repartition homogène du plankton dans la même couche horizontale d'eau. Voici la liaison: si le plankton est suspendu passivement au sein des eaux, s'il est l'esclave des conditions qui règnent dans les eaux entourantes, il va obéir sur place aux variations de ces conditions: mêmes conditions, même plankton. Et comme les conditions dans un lac sont stratifiées de la surface au fond, de telle sorte qu'au même niveau on est censé retrouver partout les mêmes conditions, la structure du peuplement planktique doit être homogène dans toute l'étendue d'un plan horizontal tiré en travers du lac entier.

Comme la passivité du plankton est douteuse, comme les prémisses physiques de l'homogénéité ne sont plus soutenables, et comme ce point est d'une grande

importance pour l'interprétation de la structure spatiale des populations planktiques, nous y avons dédié quelques recherches minutieuses.

Dans le Lac Majeur, en quatre stations du bassin des Iles Borromées, des prises de mésoplankton ont été effectuées, avec un filet quantitatif vertical, de la profondeur de trente mètres, six fois pour chaque station. Les filtrages ayant été complètement dénombrés, on a traité les chiffres par des simples méthodes statistiques, d'abord dans le but d'assurer la comparabilité des échantillons et l'absence d'une déformation systématique des données, ensuite pour juger de la différence des moyennes. Voici les résultats: il n'y a pas de différences significatives entre les filtrages des six coups de filet menés dans la même station (c'est-à-dire que le peuplement de la colonne d'eau intéressée est demeuré constant entre le premier et le sixième coup de filet: une demi-heure); au contraire, il y a des différences nettement significatives entre les moyennes du peuplement des quatre stations. Les résultats de l'analyse de la variance, traduits en mots ordinaires, sont les suivants:

	Hétérogénéité entre les prises dans la même station	Hétérogénéité entre les quatre stations	Distribution horizontale
Total des espèces	absente	sûre	sûrement non uniforme
Espèces			
Daphnia longispina	absente	remarquable	sûrement non uniforme
Cyclops strenuus	absente	discrète	probablement non uniforme
Mixodiapt. laciniatus	absente	discrète	probablement non uniforme
Eudiaptom. vulgaris	incertaine	très remarquable	sûrement non uniforme
Bythotrephes longimanus	incertaine	assez remarquable	probablement non uniforme

Cet exemple démontre que la distribution horizontale du mésoplankton dans un grand lac, comme le Lac Majeur, est hétérogène. L'expression la plus simple de cette hétérogénéité est que le mésoplankton est distribué dans le plan horizontal dans des régions d'épaississement et en des régions de raréfaction.

Pour généraliser cette conclusion, on a répété la recherche sur douze stations, couvrant à peu près la quatrième partie de la surface du lac et en réduisant la couche explorée à dix mètres d'épaisseur: un ensemble de 64 échantillons et de plus que cent mille individus déterminés par espèce et par stade biologique. Cette extension a pleinement confirmé les résultats de la recherche précédente.

Mêmes résultats ont été obtenus dans des petits lacs alpins, d'un tout autre caractère.

Le mode d'emploi du filet vertical est tel qu'il explore une colonne d'eau d'une certaine épaisseur; cette épaisseur ne peut pas être réduite au delà d'une certaine limite, par des raisons pratiques; on est alors obligé de considérer comme homogène la distribution du plankton de bas en haut de la colonne filtrée. Cet inconvénient qui est encore tolérable pour la comparaison des densités globales, devient embarrassant lorsqu'il s'agit d'analyser en détail des structures de populations.

Par conséquent, nous avons abandonné l'ancien filet quantitatif vertical, en le substituant avec le nouveau filet quantitatif horizontal de CLARKE et BUMPUS, qui peut explorer exactement des couches horizontales de l'épaisseur de quelque trente centimètres. L'analyse de la distribution a été répétée par ce nouveau moyen et TONOLLI a pu montrer que l'hétérogénéité persiste même au dedans de ces minces couches, pour des trajectoires du filet distanciées de quelque dix mètres.

On peut donc assurer que la distribution inhomogène du mésoplankton dans le plan horizontal est un fait vérifié avec toute sûreté, et qu'il s'agit d'une condition tout à fait générale, qui s'avère aussi bien dans les grands que dans les petits lacs, et qui, au sein des eaux lacustres, est présente même pour des espacements très petits. C'est-à-dire, en général, que le plankton présente une structure de distribution.

L'hétérogénéité qui affecte les densités globales, affecte aussi les espèces, en mesure différente pour chaque espèce. Cette constatation suffirait à elle-même pour rejeter l'interprétation d'une cause purement physique pour les zones de différente densité planktique. La tabelle suivante montre le degré d'hétérogénéité entre stations (mesuré comme F, c'est-à-dire comme rapport des variances «entre» et «au dedans» des stations) pour le nombre moyen d'individus rapporté par chaque coup de filet, comme total général et comme nombre des individus des cinq espèces considérées.

Hétérogénéité spécifique entre stations

Station	Total général	*Eudiaptomus vulgaris*	*Daphnia longispina*	*Bythotrephes longimanus*	*Mixodiaptomus laciniatus*	*Cyclops strenuus*
I	2352	50	1224	7	127	936
II	2771	25	1619	28	41	1054
III	1657	17	877	29	46	685
IV	3709	65	2384	11	81	1155
F	21,74	45,89	23,34	10,86	9,29	6,33

Tandis que l'hétérogénéité moyenne vaut F = 21,74, elle s'échelonne d'un minimum de 6,33 pour *Cyclops strenuus* à un maximum de 45,89 pour *Eudiaptomus vulgaris,* c'est-à-dire que la population de ce Diaptomide est très hétérogène, tandis que celle de *Cyclops strenuus* l'est sept fois moins. Les cinq organismes considérés sont très différents entre eux, soit pour la taille, soit pour la forme, soit pour la puissance locomotrice. Si on les range (fig. 1)

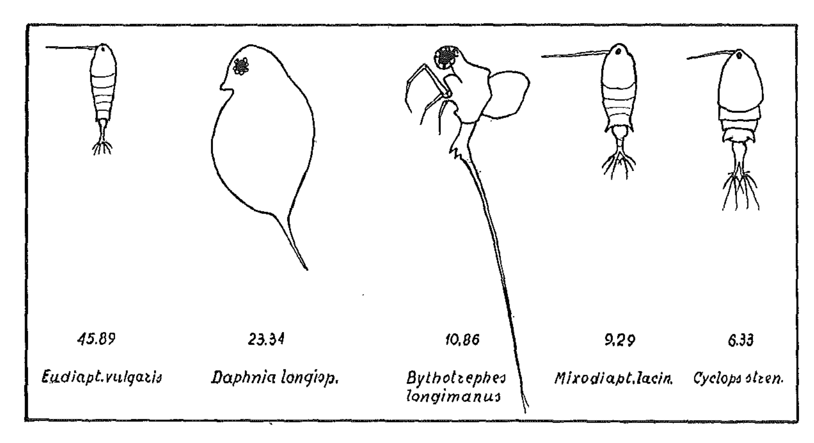


Fig. 1 Les cinq constituants principaux du mésoplankton du Lac Majeur, schématisés à la même échelle et ordonnés de gauche à droite selon la puissance croissante de leurs moyens de locomotion. Les chiffres superposés aux noms spécifiques représentent les coefficients d'hétérogénéité spécifique entre stations (Tab. 1).

en ordre de puissance locomotrice croissante, on voit qu'en même temps ils se rangent en ordre d'homogénéité croissante. La mobilité spontanée des organismes du plankton joue donc un rôle dans la détermination des normes de distribution spatiale.

La distribution commence à se montrer dans sa complication réelle; un effet global d'hétérogénéité résulte de l'interaction d'un nombre très élevé d'hétérogénéités partielles, au niveau de l'espèce et des stades biologiques de la même espèce. Le modèle de la population planktique s'éloigne de sa forme traditionnelle: c'est un ensemble de vivants dont la densité générale est discontinue et dont chaque composant possède sa manière spécifique de se distribuer et de réaliser son propre type de discontinuité.

Il y a plus: la distribution inhomogène du plankton n'est pas une condition statique. Si du même point d'un lac l'on tire des échantillons de temps en temps, l'on voit que dans l'entretemps la situation a changé, en tant que valeur de la densité globale et en tant que valeur des fréquences de la même espèce. C'est en même temps la quantité du plankton et le faciès biocénotique qui ont varié.

Cette situation, soupçonnée depuis plusieurs années, a été récemment démontrée par une recherche de TONOLLI sur les migrations. Entre deux flotteurs ancrés, espacés de cinquante mètres, on a fait des prises au filet horizontal, toutes les trois heures (et pendant vingt-quatre heures), à huit niveaux différents entre la surface et cinquante mètres de profondeur. On peut ainsi comparer: 1° le peuplement du même niveau toutes les trois heures; 2° le peuplement contemporain des huit niveaux.

Une partie des données est traduite dans le diagramme de la fig. 2, pour les niveaux de 0, 10, 30 mètres de profondeur. Ce que l'on remarque tout de

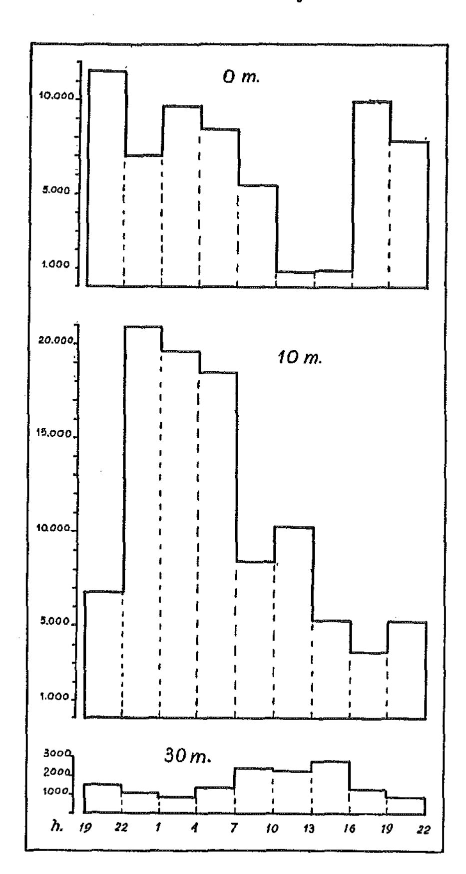


Fig. 2 Variation du peuplement mésoplanktique global dans les vingt-quatre heures, aux niveaux de 0, 10 et 30 mètres de profondeur. En abscisses, les heures; en ordonnées, le nombre d'individus rapporté au mètre cube (données de TONOLLI, 1949).

suite c'est le manque de cette regularité, de cette compensation entre niveaux profonds et niveaux superficiels, qui devrait être évidente si, dans le rythme nychthéméral il n'y eût qu'une oscillation passive du plankton du haut en bas et vice versa.

La même situation se reproduit pour les espèces. Par exemple, pour l'*Eudiaptomus vulgaris,* le nombre des individus par mètre cube oscille dans les vingt-quatre heures comme le montre le diagramme de la fig. 3; la population se raréfie et s'épaissit avec un rythme assez régulier, cette pulsation étant commune aux deux sexes. Le même phénomène au niveau de cinq mètres; à peu près toutes les trois heures la population alterne entre une densité élevée et une densité faible. Il n'y a pas d'autre explication possible: *ce n'est pas la même population.*

Des populations de densités différentes traversent l'espace où la récolte du plankton a été accomplie; elles se succèdent avec un rythme déterminé. Ce rythme change à la profondeur de dix mètres, où il n'y a plus qu'une sorte de vague unique, sans pulsations; situation qui se présente à nouveau à 15 et à 20 mètres de profondeur. Ces deux rythmes de l'espèce en question n'ont rien en commun avec le rythme général de la totalité du plankton — et si

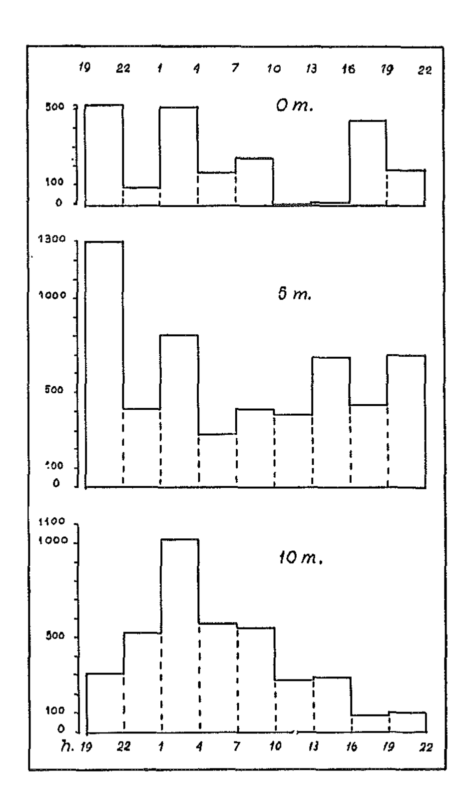


Fig. 3 Variation du peuplement de *Eudiaptomus vulgaris* (femelles seules), dans les vingt-quatre heures, aux niveaux de 0, 5 et 10 mètres de profondeur. En abscisses les heures; en ordonnées, le nombre des individus rapporté au mètre cube (données de TONOLLI, 1949).

l'on dresse des diagrammes analogues pour d'autres espèces, ils présentent une allure différente. Alors, le rythme global n'est que la synthèse des rythmes particuliers des espèces et comme il dépend de leur composition en un enroit particulier, il n'a pas de signification en soi; ce sont les rythmes des espèces qui comptent. Cette complète absence de régularité ne peut se concilier qu'avec ce schéma: l'espèce est représentée dans le lac par des constellations d'individus (des nébuleuses ou des essaims) plus ou moins denses. Ces essaims se déplacent dans l'eau, en toute direction. Ce que l'on appelle la migration verticale n'est que la composante verticale d'un déplacement complexe, qui se poursuit dans toutes les directions de l'espace.

Ceci étant donné, le modèle de la distribution dynamique du plankton dans l'espace pourrait être le suivant. En un instant déterminé, le plankton est reparti inhomogènement soit dans le plan vertical, soit dans le plan horizontal; en parcourant l'espace en toute direction, on y rencontre des régions où le peuplement est plus épais et d'autres où il est plus espacé. En un temps successif, cette situation a changé, puisque le peuplement se transfère en toute direction et en tout sens: une agitation générale et continuelle des masses de plankton au sein des eaux. Ces translations ont lieu dans toutes les directions possibles et accessibles; nous en connaissons seulement les composantes qui gisent dans le plan horizontal ou dans le plan vertical, puisque nous

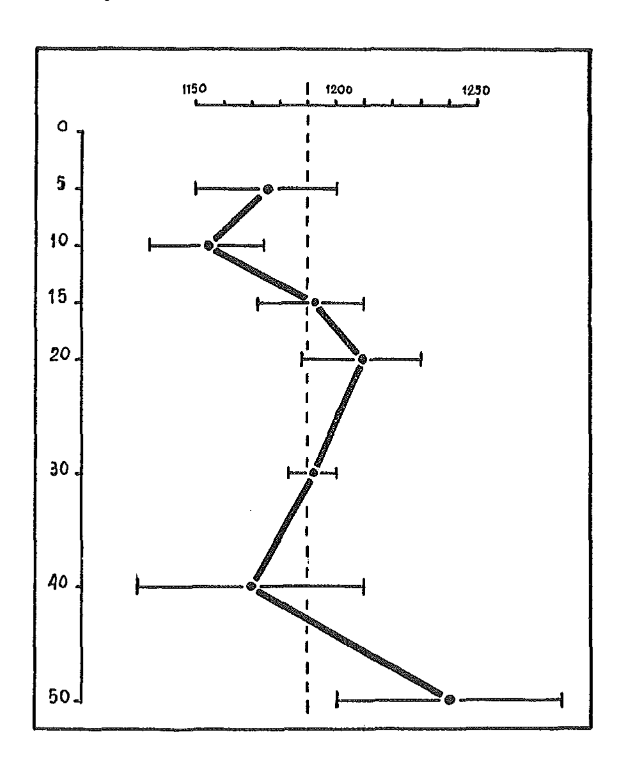


Fig. 4 Exemple de variations des phénotypes de *Mixodiaptomus laciniatus* Lill. à différents niveaux et au même moment. Le diagramme concerne *un* caractère (en particulier, la longueur du céphalothorax). A chaque niveau ce caractère montre une valeur moyenne, qui est représentée par le gros point noir (l'échelle de ces valeurs est rapportée en abscisses et est lisible, en microns, en haut du diagramme). Le segment centré sur la moyenne correspond à trois fois l'erreur probable de la moyenne elle-même; lorsque ces segments ne se superposent pas, les moyennes sont significativement différentes. La ligne noire marquée réunit les valeurs des moyennes, pour mieux montrer leur variation avec la profondeur (modifié de Tonolli, 1949).

n'avons pas les moyens techniques aptes à explorer des plans obliques. Mais ce ne sont pas des masses quelconques de plankton, qui se transfèrent: ce sont des populations spécifiques, des essaims d'individus appartenant à la même espèce ou au même stade biologique.

Une démonstration de ce dernier point a été obtenue par Tonolli grâce à l'étude de populations marquées. Le Copépode *Mixodiaptomus laciniatus* est subdivisé, dans le Lac Majeur, dans une foule de phénotypes différents, reconnaissables par un système de mesures de certains caractères du corps. Si l'on capture des *laciniatus* au même moment et à différents niveaux, l'on constate que les valeurs des moyennes des caractères mesurés sont différentes pour les différentes profondeurs. Si l'on triple l'erreur probable de la moyenne et on le reporte, comme un segment parallèle à l'axe des abscisses, sur la moyenne qui lui correspond, l'on obtient un diagramme comme le montre la fig. 4.

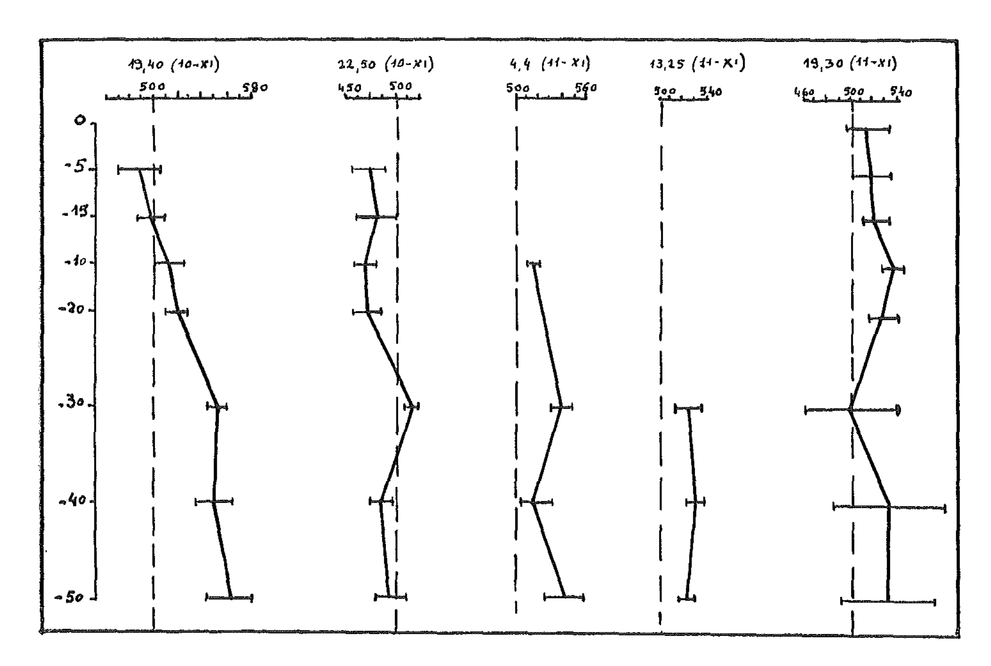


Fig. 5 Ce diagramme, fondé sur le principe expliqué dans la fig. 4, montre la variation du caractère: longueur du premier segment du céphalothorax en *Mixodiaptomus laciniatus*, en fonction de la profondeur (ordonnées) et du temps écoulé (de gauche a droite, heures: 19,40; 22,50; 4,40; 13,25; 19,30 des jours 10 et 11 novembre 1948). (D'après Tonolli, 1950.)

Si les segments ne se superposent pas, les moyennes sont significativement différentes, c'est-à-dire qu'elles représentent des populations indépendantes. L'on voit du diagramme que c'est bien le cas pour les populations de *laciniatus* qui nous intéressent. C'est-à-dire qu'à différents niveaux et à un moment déterminé l'on rencontre des populations de *laciniatus* qui sont différentes. Si l'on reste sur place et l'on répète les prises de temps en temps, ce qui arrive est montré par le diagramme de la fig. 5; aux mêmes niveaux et à des temps successifs, les moyennes ont changé de façon significative.

Ils existent alors en effet des populations biométriquement distinctes, qui se substituent, à des intervalles de temps relativement courts, en provenant de régions qui sont situées latéralement par rapport à la région où l'échantillonnage est fait.

Notre modèle de la répartition du plankton acquiert ainsi une probabilité satisfaisante. Il va nous servir dans l'analyse des phénomènes de différenciation par isolement.

III. Isolement et différenciation dans les populations planktiques

On a déjà souligné l'apparente contradiction entre le morcellement du milieu dulçaquicole, qui *doit* produire des endémismes en grand nombre, et le fait

que les auteurs désignent les faunes planktiques comme très uniformes et cosmopolites.

A vrai dire, cette situation avait commencé à changer, du point de vue de la systématique pure, avant la guerre: on désarticulait les anciens genres et on décrivait nombre d'espèces nouvelles, même en les recoupant dans des espèces anciennes. Mais c'était surtout au dessous du niveau de l'espèce que de telles constatations devenaient de plus en plus nombreuses: des spécialistes au sens morphologique raffiné reconnaissaient l'existence de «formes locales» toujours plus nombreuses dans des espèces de Diaptomides, de Cyclopides, de Cladocères, provenant de différents bassins.

Mais les critères morphologiques coutumiers, d'un emploi très difficile et aléatoire au dessous de l'espèce, ne pouvaient pas suffire à la tâche et répondre sûrement à la question «est-il vrai que la même espèce installée dans des bassins séparés y donne naissance à des populations différenciées?»

Aussi, inspirés par d'excellents travaux de variabilité quantitative menés par Kozminski et Rzoska sur *Cyclops,* nous nous adressâmes à des méthodes biométriques.

En cherchant un cas simple où faire l'épreuve de ces méthodes, nous nous arrêtâmes aux dolines du Carse de Trieste, rigoureusement séparées les unes des autres par la nature même de l'hydrographie karstique et y conduisîmes une recherche sur deux espèces de Copépodes et sur une espèce de Cladocère.

Comme les résultats ont été déjà publiés dans une revue suisse, nous nous bornerons à les rappeler ici en toute hâte. Pirocchi a étudié les populations de *Cyclops strenuus vranae* hébergées dans deux dolines séparées par une distance de km 2,5, en y analysant 27 caractères traités ensuite comme des index, par la méthode du «t»: vingt-quatre index contre dix ont montré que les deux populations étaient distinctes. Pour le Diaptomide *Eudiaptomus vulgaris intermedius* les populations vivant dans deux autres dolines séparées par une distance de km 5,5, six caractères sur sept ont donné une réponse franchement positive. Pour le Cladocère *Daphnia pulex,* huit caractères sur dix ont affirmé la séparation des deux populations.

En conclusion, les dolines du Carse ont répondu positivement à la question: la différenciation des phénotypes y est un phénomène commun à tous les Entomostracés que l'on y a étudiés; les populations isolées dans ces petites cuvettes y ont développé des types particuliers à chacune d'entre elles; les différences sont très petites; il aurait été impossible de les reconnaître sans une analyse biométrique et statistique.

Il s'agissait maintenant de généraliser, si possible, ce résultat. Cette tâche est échouée à Tonolli qui a étudié dix populations du Copépode *Arctodiaptomus bacillifer,* installées dans dix petits lacs alpins de la petite vallée de Bognanco, tributaire de droite de la vallée d'Ossola. Cette recherche a été conduite avec une quantité d'information très élevée: cent exemplaires par lac, 94 caractères mesurés sur chaque exemplaire, cela fait un ensemble de

presque cinquante mille données, élaborées par l'analyse de la variance, appliquée en étapes successives.

La réponse a été hautement affirmative: sur les 94 caractères considérés, 91 ont montré une probabilité d'appartenir à la même population inférieure à un pour mille. Donc les populations de *Arctodiaptomus bacillifer* hébergées dans les dix bassins étudiés sont nettement hétérogènes; comme aucune hypothèse implicite a été introduite, sinon qu'à chaque lac correspond *une* population, la conclusion prend la forme suivante: la ségrégation dans des bassins topographiquement séparés et l'isolement génétique qui en résulte ont produit une différenciation entre les phénotypes des populations isolées, à un degré très élevé.

Ce qui est aussi très intéressant est le fait suivant: ces lacs alpins ne sont pas distribués au hasard (comme l'étaient les dolines du Carse), mais ils sont groupés dans des vallons; il y a des vallons qui ne contiennent qu'un lac et il y en a qui contiennent plusieurs lacs, quelquefois réunis entre eux par un ruisseau. Si l'on répète l'analyse par groupes de vallons, et en distinguant les deux cas, l'on démontre: 1° que les différences biométriques se réduisent, par rapport à l'ensemble des lacs, si l'analyse est portée sur des lacs appartenant au même vallon; 2° cette réduction est encore plus marquée si les lacs du même vallon sont réunis par une liaison hydrographique. Cette longue recherche de TONOLLI a donc démontré que la différenciation entre populations géographiquement séparées est un fait général et que l'intensité de la différenciation est une fonction du degré d'isolement. L'«effet de l'île» s'avère donc toujours dans tous les lacs, comme il était prévu par la théorie; ses résultats se manifestent à un niveau inférieur au niveau morphologique de l'espèce, et c'est à cause de cela que ces effets ont si longtemps échappé à l'attention des systématiciens.

Cette forme d'isolement dont on a parlé jusqu'à présent, est géographique, la forme la plus simple et la plus claire, caractérisée par une impossibilité matérielle de sortir du lac. Si celle-ci est la condition matérielle, la cause en est génétique: l'impossibilité d'échanger des gènes avec une autre population.

L'isolement est, en son essence, un isolement reproductif; toute cause qui opère un isolement reproductif peut porter, même sans barrières matérielles, aux mêmes résultats.

Encore dans le Lac Majeur, PIROCCHI a étudié le cas d'un autre Copépode, le *Megacyclops viridis,* gros Cyclopide, trapu et lourd, qui ne vit pas dans le pélagial, mais se tient sur les bas fonds côtiers, ne bouge pas beaucoup de cet habitat et surtout ne s'aventure pas dans les eaux libres.

En quatre stations du lac, à proximité de ses îles et du delta du Toce, on a capturé des exemplaires de l'espèce, on y a mesuré trente et un caractères de la femelle mûre et on les a traités par l'analyse de la variance et d'autres méthodes. PIROCCHI a trouvé que pour seize caractères sur trente et un, il y a moins d'une probabilité sur mille que les quatre populations soient homogènes. Le cas du *viridis* est donc intéressant puisqu'il nous présente l'exemple

d'une différenciation par isolement, où l'isolement n'est pas dû à des barrières géographiques, mais à des barrières écologiques.

Encore plus surprenant est le cas du *Mixodiaptomus laciniatus* du Lac Majeur, Copépode éminemment pélagique, vivant dans presque toute l'étendue des eaux du lac, de la surface jusqu'à des profondeurs remarquables, au dessous des 200 mètres, grand nageur, dont le peuplement fleurit surtout pendant l'hiver. Le bassin tout entier du Lac Majeur représente donc pour cette espèce un milieu continu, homogène, exempt de barrières soit matérielles, soit écologiques.

Grâce aux recherches dont on a parlé dans le deuxième paragraphe, on sait que l'espèce n'est pas distribuée homogènement dans le lac et que ses représentants sont tantôt raréfiés et tantôt accumulés. On peut se demander alors: est-ce qu'il y a homogénéité entre les individus provenant de régions différentes du lac — ou bien cette hétérogénéité de la distribution spatiale exerce-t-elle en quelque manière une influence sur les phénotypes, par exemple parce qu'elle influe sur la liberté d'entre-croisement des individus?

L'homogénéité génotypique dépend d'une distribution homogène de la probabilité qui revient à chaque individu de se rencontrer, dans un certain laps de temps, avec tout autre individu de l'autre sexe. Cette distribution des probabilités de rencontre dépend à son tour du rapport entre le domaine d'action individuel et le domaine spatial occupé par la population entière. On peut par conséquent supposer que lorsque ce deuxième domaine l'emporte de beaucoup sur le premier, les probabilités de rencontre se répartissent irrégulièrement et deviennent enfin très petites pour des individus séparés par une remarquable distance initiale. On peut prévoir ainsi un *isolement d'éloignement,* même lorsqu'il n'y ait point de barrières topographiques ou écologiques.

Par des prises au filet vertical, de la profondeur de 80 ou de 50 mètres à la surface, en cinq stations du Lac Majeur, on a recueilli des échantillons de *Mixodiaptomus laciniatus,* et on y a mesuré 18 caractères par exemplaire. Sur ces dix-huit caractères l'analyse de la variance a montré que quatorze affirment l'hétérogénéité des populations échantillonnées. Un développement de l'analyse a montré ensuite: 1° que l'hétérogénéité était très marquée; 2° qu'elle ne montrait pas la même intensité pour toutes les stations, quelques stations montrant de se distinguer plus nettement de la population totale; 3° qu'il paraissait ne pas y avoir de corrélation entre la divergeance biométrique et la distance topographique entre couples de stations.

Quoique théoriquement prévu, le résultat n'en était pas moins surprenant. Il était nécéssaire de répéter la recherche sur une plus grande échelle et avec une encore plus grande sévérité de méthode. On a porté à huit le nombre des stations et à cent le nombre des exemplaires pour station (fig. 6); on a réduit l'épaisseur de la couche d'eau explorée et le temps entre les captures; on a encore réduit à quatre le nombre des caractères mesurés (nombre suffisant pour des caractères bien choisis). Nous renvoyons au mémoire original pour

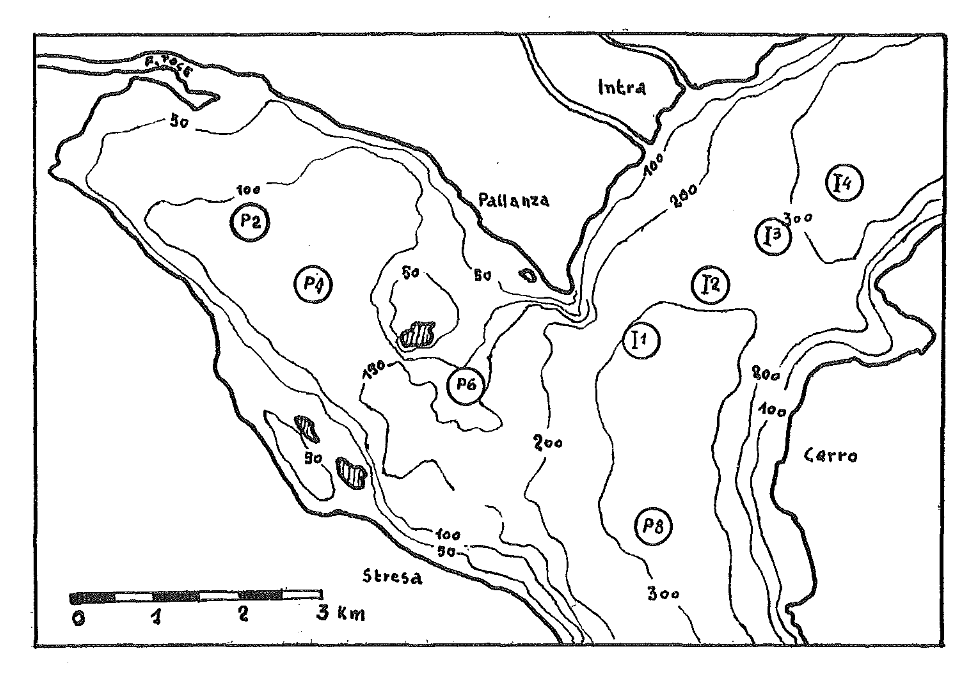


Fig. 6 Esquisse de la région centrale du Lac Majeur, avec l'emplacement des stations de recherche par rapport à la profondeur sous-jacente.

les données et la technique de l'élaboration et nous nous bornons ici à la conclusion: le fait est confirmé sans possibilité de toute: les populations de *laciniatus* que l'on capture au même temps dans des différents endroits du lac et dans la même couche d'eau, *sont des populations différentes.*

Mais quelle est alors la cause de cette différenciation?

L'analyse statistique des données a été poussée très loin, surtout grâce aux soins de CAVALLI, et l'élaboration des chiffres par l'analyse de la multivariance a porté à affirmer une corrélation entre la hétérogénéité et la distance.

Mais que signifie-t-elle en ce cas, une distance? Le mot a un sens pour des objets qui gardent leur position dans l'espace, tandis que nous savons que les formations de plankton croisent continuellement sans ordre ni règle. L'on pourrait alors penser à une distance moyenne, c'est-à-dire que, quoique mouvantes, les mêmes formations de plankton se tiennent à l'intérieur d'un certain domaine.

Quel est ce domaine? Est-ce que les formations de plankton pourraient parcourir peu à peu le lac entier? Ce que nous pouvons faire, c'est de limiter par des approximations successives l'ampleur du domaine parcourable. Etant donnée la forme géographique du Lac Majeur, nous pouvons comparer entre eux les deux bassins nord-ouest et nord-est. Voici les résultats (on a laissé de côté les chiffres et on a indiqué par des + les variances significatives et par des — celles qui le ne sont pas):

	femelles			mâles		
caractère	1	2	3	1	2	3
Variance:						
1° entre bassins	+	—	—	+	—	—
2° entre stations (bassin N—E) . .	—	+	—	—	—	—
3° entre stations (bassin N—O) . .	+	—	+	+	+	—

Ce tableau montre deux choses: que les variations significatives apparaissent surtout entre les bassins; que c'est surtout les stations du bassin NO qui montrent une différenciation phénotypique significative.

Quant au premier point: les systèmes de populations installés dans un bassin ne se mêlent pas à ceux qui sont installés dans l'autre, quoique la communication entre les bassins soit largement ouverte. Et alors paraît-il que l'interprétation d'un domaine moyen au dedans duquel se tient une population, tout en se transférant dans l'eau, possède quelque fondement.

Le deuxième point est plus délicat: pourquoi les populations du bassin NO sont-elles plus différenciées que les populations du bassin NE? Une différence entre les deux bassins est vite trouvée dans la profondeur: tandis que les stations du bassin NE sont toutes alignées sur des grands fonds de 300 mètres, les stations du bassin NO s'échelonnent sur des profondeurs de 100, 150, 300 mètres (fig. 6).

Mais ce même type d'analyse qui avait mis en évidence une corrélation avec la distance, n'en avait montré aucune avec la profondeur.

Quelque lumière sur cet obscur problème est jetée par un nouveau travail de TONOLLI où l'on a essayé de déterminer en général les limites de temps, de distance horizontale et de distance verticale entre lesquelles des populations de *laciniatus* étaient biométriquement différenciables.

Pour ce qui concerne le temps, quelques heures suffisent, à toute profondeur entre 0 et 50 mètres, pour que les exemplaires capturés dans le même point montrent de provenir de populations biométriquement différenciables.

Pour ce qui concerne les distances horizontales: des espacements de quelques mètres effacent les différences entre populations; ces différences s'affirment pour des distances de l'ordre de grandeur du kilomètre.

Pour ce qui concerne les distances verticales: au dedans des premiers cinquante mètres de profondeur, un changement de niveau de quelques mètres suffit pour donner des phénotypes remarquablement différents; en général, la taille augmente en descendant de la surface aux 50 mètres; dans des eaux plus profondes, de 50 à 200 mètres, la différenciation continue, mais la taille va en diminuant. En d'autres mots, à l'époque où les captures eurent lieu (novembre 1948), c'était l'horizon des 50 mètres qui hébergeait les plus grands *laciniatus;* au dessus et au dessous de ce niveau, les dimensions allaient en diminuant.

Et maintenant, si nous essayons de réunir dans un ensemble ces informa-

tions, nous pouvons dire en général que le *laciniatus* semble s'être articulé en une foule de populations biométriquement différentes, distribuées dans la masse des eaux de la surface jusqu'à une profondeur de plus que 200 mètres. En ces conditions, si l'échantillon provient d'un coup de filet qui a filtré une colonne d'eau de quelques dizaines de mètres, il va nous présenter, mêlés ensemble, des exemplaires provenant de niveaux différents, et par cela même, de populations biométriquement différentes. Le phénotype collectif ne sera pas celui d'une seule population, mais celui d'un pêle-mêle de populations, et il glissera vers des valeurs plus élevées si, comme dans le cas que l'on vient d'illustrer, l'échantillon contient plus d'individus provenant de la couche des 50 mètres. La profondeur d'où l'on a tiré le matériel devient ainsi une condition importante et elle ne peut pas être séparée de la condition distance.

Toute cette matière est encore à l'état magmatique et il est encore probablement trop tôt pour en tirer des conclusions définitives quant aux causes de cet «isolement sans isolement» dans les populations euplanktiques. Nous inclinons à l'hypothèse d'un isolement par «breeding structure» où les individus d'un essaim ont plus de probabilités de se croiser entre eux qu'avec les individus d'un essaim différent — et cela serait un bon exemple de dérive génétique. Non que la clôture de l'essaim soit rigoureuse; c'est probablement le gradient de panmixie qui est plus élevé à l'intérieur de l'essaim qu'à l'extérieur.

IV. Evolution des populations planktiques

Le monde des eaux continentales ne nous fournit pas de documentations de «grande évolution»; ce qu'il nous montre c'est surtout des mécanismes de «petite évolution», dans les deux champs où il a été jusqu'à présent possible de ramasser quelque information: l'isolement et la migration. En travaillant sur les populations planktiques, nous avons vu que l'isolement y opère en déterminant la formation d'une foule de populations endémiques. Dans les lacs ordinaires, ces différenciations par isolement n'atteignent jamais un grand éclat, elles restent d'ordinaire au dessous de ce que l'on admet être le niveau spécifique, elles ne peuvent être révélées dans la plupart des cas que par une analyse assez minutieuse de caractères quantitatifs.

C'est comme si l'espèce, dans le territoire total de sa distribution, était partagée en un nombre très élevé de petites aires, chacune étant représentée en nature par un lac, où des combinaisons géniques différentes ont été isolées et où elles ont porté à la différenciation d'un phénotype particulier, qui peut être considéré comme une espèce *in statu nascendi,* ou une candidature à l'espèce.

Il serait plus exact de dire que l'espèce est représentée en effet par cette constellation de combinaisons géniques différentes — mieux encore: qu'il n'y a, en nature, autre chose que cette constellation, avec des degrés de différenciation phénotypique très différents, où le systématicien peut recouper, selon son style et son habileté, le matériel morphologique suffisant à en faire une ou plusieurs espèces.

Dans les îles véritables, ces mêmes phénomènes d'isolement ont porté à des résultats qui, en termes de systématique, sont bien autrement imposants: des nouvelles espèces et des nouveaux genres.

Mais l'on connaît des lacs aussi, où, d'une manière exceptionnelle, les endémismes ont atteint un degré d'intensité morphologique qui est surprenant. Ce sont tous des lacs préglaciaires, c'est-à-dire des bassins bien plus anciens que la grande majorité des cuvettes lacustres européennes et de l'Amérique du Nord. En Asie: le Baïkal; en Afrique, le Tanganyika, le Nyassa et quelques autres parmi les lacs de la Grande Fracture; en Europe, les lacs du bouclier illyrique: Ohrid et Prespa.

Ces exemples sont bien connus — quoiqu'insuffisamment étudiés d'un point de vue limnologique et hydrobiologique moderne — et nous nous bornerons à en rappeler quelque donnée suivant la bibliographie, puisque nous n'en avons aucune expérience personnelle.

Pour ce qui concerne le Baïkal, en 1940 la situation se présentait de la manière suivante, selon Véréchtchaguine; la richesse en espèces endémiques s'exprimait par un total général de 64 %, dont 44 % pour les végétaux, 38 % pour les Protistes, 93 % pour les groupes animaux. Célèbre est le cas des Amphipodes de profondeur, dont les lacs européens ne contiennent, en leur ensemble, plus qu'une dizaine d'espèces, tandis que le Baïkal seul en compte plus que deux cents; toutes ces espèces, à l'exception de trois, sont endémiques, groupées en trente-deux genres, dont le seul *Gammarus* n'est pas endémique.

Les Entomostracés du plankton ne sont pas adéquatement connus, mais le représentant le plus important est un Copépode de la famille des Témorides: *Epischura*. Ce genre est représenté dans les lacs de l'Amérique du Nord avec trois espèces et deux autres douteuses et n'a pas d'autres représentants ailleurs, exception faite pour l'espèce du Baïkal: *Epischura baikalensis*, endémique (et d'une deuxième espèce rencontrée dans le lac de Khank, au nord de Vladivostok: *Epischura chankensis*). Dans le plankton du Baïkal il y a encore différents genres de Diaptomides avec des espèces endémiques, et des Harpacticides endémiques, comprenant même un genre endémique: *Harpacticella*.

Pas besoin de rappeler les autres groupes du lac où l'endémisation est très prononcée: les Mollusques Gastéropodes, par exemple, avec deux familles endémiques: *Benedictidae* et *Baikalidae*. Les affinités sont incertaines, mais il paraît que les Baïkalidés sont des Hydrobiidés qui se sont spécialisés dans le lac.

En général, l'on pense que, parmi ces endémismes, il y en a d'origine postglaciaire, mais que les plus marqués sont préglaciaux et on peut les considérer comme des réliquats d'une faune tertiaire largement distribuée ou bien comme le résultat d'une longue évolution au sein même du lac (la plus grande partie des Amphipodes et les genres endémiques de Poissons).

Véréchtchaguine a écrit que tout ce qui vit dans le lac, au dessous des 500 mètres de profondeur, est endémique à cent pour cent, tandis que les

eaux au dessus contiennent des formes moins endémisées et des formes banales. Quelque réserve sur les chiffres est peut-être nécessaire: KOZHOV a montré, pour les Mollusques du Kossogol, que plusieurs des endémismes du Baïkal ont en réalité une distribution plus ample. Mais les faits fondamentaux restent.

Le Baïkal reste un lac très ancien, qui, en ses formes actuelles, remonte à la fin du Tertiaire ou au début du Quaternaire. Combien d'endémismes viennent de la diversité originale des faunes hébergées dans le bassin — et combien de leur évolution sur place, est question difficile à trancher, mais qu'il y ait un lien général entre antiquité et degré d'endémisation, ce n'est point discutable.

Probablement, toute cette situation du Baïkal est à réviser d'un point de vue plus moderne et avec un peu plus de précaution (l'histoire de la connaissance biologique du Baïkal compte déjà un certain nombre de regrettables quiproquos), mais elle offre un exemple frappant du niveau que l'endémisation peut atteindre lorsque l'isolement dure assez longtemps. C'est un cas où l'effet de l'île est complètement réalisé dans un milieu d'eaux continentales.

Le Tanganyika présente des conditions très analogues. C'est aussi un lac très ancien, puisque sa cuvette contenait de l'eau depuis le début même de la Fracture, au Tertiaire inférieur — et il est resté un lac fermé et aveugle pendant la plus grande partie de son existence, qui se compte par plusieurs millions d'années. Sa connexion avec le Kivou et le fonctionnement d'un émissaire remontent en effet à il n'y a pas plus que quinze mille ans. Il a donc persisté comme lac pendant un temps énorme, sans ces intervalles de dessèchement qui ont interrompu la continuité des autres lacs de la Fracture.

L'endémisation de son peuplement est encore plus élevée que pour le Baïkal: 73 %. Tout le monde connaît le cas célèbre des Poissons du Tanganyika: sur 166 espèces, 131 sont endémiques; la seule famille des Cichlidés comprend quelque 90 espèces dont toutes, sauf une, sont endémiques. Les Mollusques offrent aussi des chiffres surprenants: sur 84 espèces de Gastéropodes, 76 sont inconnues ailleurs. Pour les Crustacés, à l'exception d'une espèce de *Palaemon,* toutes les autres espèces de crevettes sont spéciales: douze espèces en trois genres: *Limnocaridina, Caridella, Atyella.* Dans le plankton, les Copépodes comptent une trentaine d'espèces, dont 22 endémiques; l'endémisation est surtout prononcée dans le genre *Schizopera;* endémique est aussi le *Diaptomus simplex* qui constitue une grande partie du plankton pélagique.

Malheureusement, nos connaissances s'arrêtent au 1920, date du grand travail de CUNNINGTON, et elles ne sont pas à la même hauteur que celles que l'on a gagnées dans l'entretemps pour la faune à Copépodes d'autres eaux africaines. Mais ces données sont toutefois suffisantes pour notre but. Des conclusions analogues peuvent être tirées des autres grands lacs de la Fracture, comme le montre le tableau suivant, dressé par HUTCHINSON, et qui donne, pour quelques groupes, le nombre des espèces et, en parenthèse, celui des endémiques.

	Tanganyika	Nyassa	Victoria + Kioga	Eduard + George	Rodolphe	Albert
Poissons:						
non-Cichlidés	76	45	47	14	29	36
	(42)	(20)	(27)	(4)	(8)	(2)
Cichlidés	90	178	64	24	7	7
	(89)	(174)	(58)	(18)	(3)	(2)
Mollusques	155	70	69	19	—	17
	(143)	(57)	(38)	(10)		(8)
Malacostracés	17	4	3	2	—	3
	(16)	(2)	(0)	(0)		(1)

Ces exemples montrent que dans les lacs aussi une production de formes nouvelles peut avoir lieu, à un niveau de haute différenciation, à condition que ce soient des lacs très anciens. L'isolement d'une population dans un lac a pu porter à des résultats d'ordre spécifique et même supérieurs, lorsque le lac a persisté pendant un temps bien plus long que celui qui s'est écoulé depuis la fin du Glaciaire. Si dans nos lacs nous ne trouvons que des endémismes inférieurs au niveau spécifique, c'est que ces lacs ont pris naissance après la fin du Glaciaire et que les populations installées n'ont pas eu à disposition le temps suffisant pour y évoluer en des espèces nouvelles. Le Lac Glacial Baltique, un parmi les plus grands de l'Europe postglaciaire, a duré à peu près mille années; le Lac à *Ancylus* qui a succédé à la Mer à *Yoldia,* comme troisième stade de l'évolution de la Baltique, a duré à peu près 1500 années (Sauramo, 1939). Le Léman subsiste, en ses conditions actuelles, depuis 20 000 ans, comble du Würm III; on a calculé qu'il va prendre encore 45 000 années pour se combler, à l'allure actuelle; cela fait un total approximatif de 60 000 à 70 000 années pour la vie d'un des plus grands lacs des Alpes — un rien, à côté des chiffres par lesquels l'on compte les durées du Baïkal et du Tanganyika.

On doit toutefois remarquer que les exemples plus frappants d'endémisation ne touchent pas au plankton et à ses Crustacés, c'est-à-dire au matériel qui nous a montré les faits contemporains de différenciation par isolement. Même ce matériel a réagi sans doute, mais, paraît-il, moins vivement que les autres groupes endémisés si à fond. Il doit y avoir autre chose, en plus de l'ancienneté des bassins hospitants.

Sur le laps de temps qui peut être nécéssaire à une espèce planktique isolée pour donner origine à un type nouveau, nous ne connaissons que l'exemple du *Limnocalanus macrurus* étudié par Ekman au début du siècle. La race du lac de Siljan, en Dalécarlie, aurait pris à peu près 6000 ans pour s'affermir; la race du Väner, à peu près la moitié.

Comme la technique de Ekman était celle de son temps, ces données sont

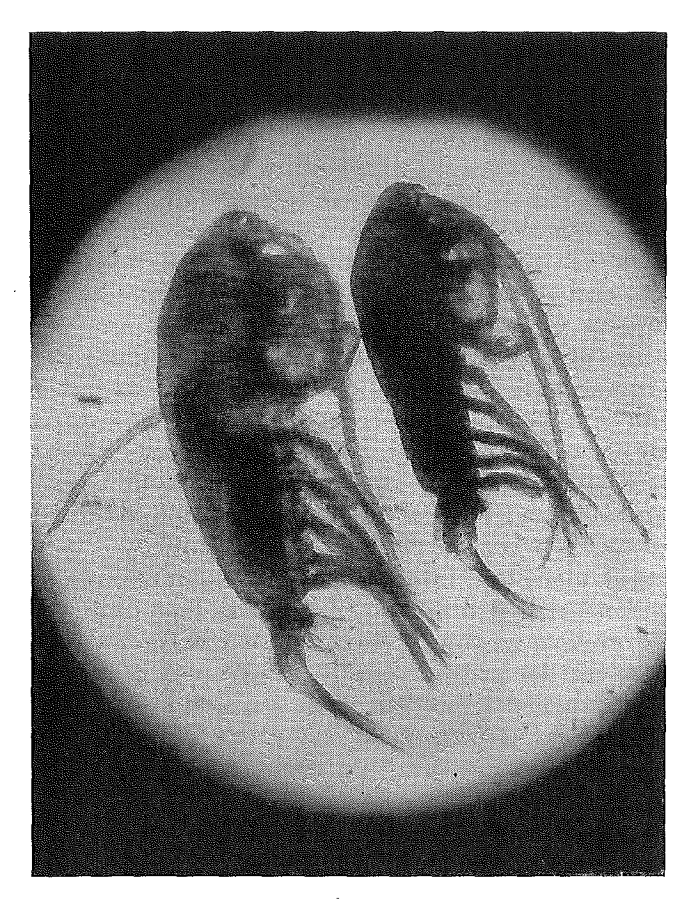


Fig. 7 Deux femelles mûres de *Mixodiaptomus laciniatus* Lill. à gauche du Lac Majeur, à droite du Lac de Mergozzo.

probablement à reviser, mais l'ordre de grandeur ne peut pas être très différent, pour des raisons péremptoires de chronologie postglaciaire.

Le Lac de Mergozzo est un ancien bassin du Lac Majeur que les alluvions du Toce ont coupé de telle sorte à en faire un petit lac indépendant. L'on connaît des documents d'archive qui montrent la séparation dater d'à peu près mille années. Les *laciniatus* des deux lacs, dont les populations ont été coupées aussi avec la coupure des bassins, sont aujourd'hui très différents, tellement différents qu'il n'y a aucun besoin d'analyse pour affirmer leur diversité, qui s'exprime à un niveau morphologique très évident (fig. 7).

Ce niveau, toutefois, n'est pas encore celui de l'espèce. Mille années n'ont pas été suffisantes pour atteindre le niveau de la différenciation spécifique (si les *laciniatus* ont habité sans interruption les deux lacs pendant le dernier millénaire et si leur différenciation doit être reconduite en entier aux effets de l'isolement). Pour hétérogènes qu'elles soient, les données d'EKMAN pour

Limnocalanus et les nôtres pour les *laciniatus* de Mergozzo conspirent pour indiquer qu'il faudrait quelques milliers d'années pour réaliser une séparation qui s'approche du niveau spécifique. Comme ce sont deux espèces monocycliques, cela veut dire quelques milliers de générations.

Quelques milliers d'années, c'est beaucoup, étant donnée la vitesse à laquelle ont évolué les lacs de nos régions. Seulement des grands lacs, contenant des remarquables masses d'eau et doués d'une bonne profondeur moyenne, peuvent se maintenir pendant une telle durée; nous avons sous les yeux quantité de lacs éteints, desquels nous pouvons dire, grâce aux résultats des analyses polliniques, qu'il n'ont pas tant duré.

Et encore, il ne s'agit pas seulement de la persistance d'une cuvette lacustre, il s'agit de la persistance des conditions écologiques favorables à la bonne survivance de la population, ce qui écourte de beaucoup les durées. La trophie des lacs évolue avec le temps; les faciès biocénotiques virent, des espèces succombent et d'autres prennent leur place. L'âge d'un lac, de ce point de vue, ce n'est pas son âge géologique — c'est l'âge des conditions écologiques moyennes que nous y trouvons réalisées aujourd'hui.

On peut penser alors que l'évolution des populations planktiques, et en particulier l'endémisation par isolement, marche trop lentement pour tenir le pas avec l'évolution trophique du lac. L'endémisation commence — et nous en avons décelé les premiers pas — mais avant qu'elle aboutisse à un résultat morphologiquement très marquant, ou bien le lac a disparu, ou bien ont disparu dans le lac les conditions qui permettaient à la population d'y vivre et de s'y reproduire. Dans cette «course à l'espèce» c'est le lac qui arrive le premier.

Nous devons nous arrêter là, parce que, à ce point, il nous manque un matériel d'information adéquat, qui va être l'objet de nos recherches futures. Quelques mots peuvent résumer le chemin parcouru.

Le monde des eaux continentales nous présente la condition bien singulière d'un système de vivants où l'isolement des populations constitue la règle. Cette condition a pour conséquence, ici comme ailleurs, l'endémisation des populations isolées. Cette endémisation est toujours présente dans les Crustacés du plankton, que nous avons choisi comme pierre de touche, mais elle s'exprime à un niveau morphologique très bas, de beaucoup inférieur à celui de l'espèce — et seulement dans des cas exceptionnels de lacs très anciens, elle a atteint et même surpassé ce niveau. Dans les lacs ordinaires, plus jeunes que la fin du Glaciaire, l'endémisation est bloquée par le peu de temps à disposition, soit en fait de durée absolue, soit en fait de persistance des mêmes conditions écologiques, soit en fait de persistance de la population elle-même. L'évolution par isolement des populations planktiques est ainsi toujours sur le point de recommencer; elle recommence toutes les fois que la migration porte des colons dans un nouveau milieu, et qu'un nouveau lac commence à se peupler.

C'est un nombre inconcevablement élevé de combinaisons géniques qui sont «lancées» chaque fois, et qui chaque fois échouent, puisqu'elles n'ont pas le

temps de réaliser un génotype stable à un niveau élevé d'endémisation. Tout cela, au grand hasard: une série d'essais désordonnés et désorientés, qui n'ont pas de débouché, sauf dans le cas exceptionnel d'une très longue durée offerte par un lac spécial à une de ces tentatives.

Voilà comme nous nous représentons au moment présent le modèle de l'évolution de la faune limnoplanktique. Si cela correspond à la réalité, l'on peut se demander si cette vague de formes naissantes et vite abortées, qui déferle par ci par là sur le monde instable des eaux continentales ne représente pas en petite échelle et à nos jours un modèle de l'évolution générale, qui nous semble posséder, sous d'autres formes, en son achèvement quotidien, les mêmes caractères.

V. Citations

I

BALDI, E., 1938. Vita nel fiume. Rivista di Scienze Naturali «Natura»; *29*.
BALDI, E. e MORETTI, G. P., 1937. Sul concetto di carico biologico nel sistema Lario-Adda. Atti Soc. Ital. Scienze Natur.; *76*.
— 1937. Carico biologico autunnale nel sistema Adda-Lario; *ibidem* 77.
— 1938. Carico biologico invernale nel sistema Adda-Lario; *ibidem* 77.
— 1938. La vita nell'Olona e nel Lambro; *ibidem* 77.
BALDI, E. e PIROCCHI, L., 1938. Prospettive genetiche in limnologia. Atti III Congresso Soc. Ital. Genetica ed Eugenica, Bologna.
— 1939. Genetische Ausblicke in der Limnologie. Arch. Hydrobiol. *36;* 126—134.
BEHNING, A., 1928. Das Leben der Wolga. Thienemann (s. Binnengewässer, 5).
D'ANCONA, U. e VOLTERRA D'ANCONA, L., 1949. Le dafnie di Nemi in un venticinquennio di osservazioni. «Symposium sui fattori della speciazione, Pallanza» Consiglio Nazionale delle Ricerche.
HEUTS, M. J., 1946. Physiological isolating mechanisms and selection within the species *Gasterosteus aculeatus* L. Nature, *158;* 839.
— 1947. Experimental studies on adaptive evolution in *Gasterosteus aculeatus*. Evolution, *1;* 89—102.
— 1949. On the mechanism and nature of adaptive evolution. «Symposium sui fattori della speciazione, Pallanza» Consiglio Naz. Ricerche.
MAYR, E., 1942. Systematics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New York.
PIROCCHI, L. 1944. *Mixodiaptomus kupelwieseri* Brehm nell'Italia meridionale. Arch. Oceanogr. e Limnol. *3;* 39—52.
TONOLLI, V., 1947. Differenziamento microgeografico in popolazioni planctiche d'alta montagna. Memorie Ist. Ital. Idrobiologia. *3;* 271—305.
WORTHINGTON, E. B., 1940. Geographical differentiation in fresh waters with special reference to fish. Huxley's «New Systematics», Oxford.
WRIGHT, S., 1931. Evolution in mendelian populations. Genetics *16;* 97—159.
— The role of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. Proc. 6th Intern. Congr. Genetics (Ithaca), *1;* 356—366.

II

BALDI, E., 1943. Condizioni spaziali della distribuzione del limnoplancton. Boll. Zool. *14;* 5—32.
BALDI, E., CAVALLI, L. L. e PIROCCHI, L., 1945. Condizioni della distribuzione del mesoplankton nel pelago di un grande lago (Lago Maggiore). Memorie Ist. Ital. Idrobiol. *2;* 253—289.

BALDI, E., CAVALLI, L. L. e PIROCCHI, L., 1947. Ulteriori ricerche sulla distribuzione spaziale del mesoplancton pelagico in un grande lago oligotrofo. Memorie Ist. Ital. Idrobiol. *3;* 123—149.

TONOLLI, V., 1949. Gli alti laghi della Val Bognanco. Parte II. Memorie Ist. Ital. Idrobiol. *5;* 39—93.

— 1949. Ripartizione spaziale e migrazioni verticali dello zooplancton. Ricerche e considerazioni. Memorie Ist. Ital. Idrobiol. *5;* 209—228.

— 1949. Struttura spaziale del popolamento mesoplanctico. Eterogeneità delle densità dei popolamenti orizzontali e sua variazione in funzione della quota. Memorie Ist. Ital. Idrobiol. *5;* 189—208.

— 1949. Distribuzione in quota e tempo di entità fenotipiche biometricamente differenziabili, entro la popolazione di *Mixodiaptomus laciniatus* del Lago Maggiore. Memorie Ist. Ital. Idrobiol. *5;* 281—294.

III

BALDI, E., 1946. Isolamento e differenziazione in popolazioni planctiche d'acqua dolce. Experientia, *2;* 476—488.

BALDI, E., BUZZATI, T. A., CAVALLI, L. L. e PIROCCHI, L. 1945. Frammentamento di una popolazione specifica (*Mixodiaptomus laciniatus* Lill.) in un grande lago in popolazioni geneticamente differenziate. Memorie Ist. Ital. Idrobiol. *2;* 167—216.

BALDI, E., CAVALLI, L. L., PIROCCHI, L. e TONOLLI, V., 1949. L'isolamento delle popolazioni di *Mixodiaptomus laciniatus* Lill. del Lago Maggiore et i suoi nuovi problemi. Memorie Ist. Ital. Idrobiol. *5;* 295—306.

CAVALLI, L. L., 1949. Analisi della multivarianza applicata al differenziamento delle popolazioni di *Mixodiaptomus laciniatus* Lill. del Lago Maggiore. Memorie Ist. Ital. Idrobiol. *5;* 307—316.

PIROCCHI, L., 1942. Endemotipi di Copepodi e Cladoceri in piccole acque del Carso. Memorie Ist. Ital. Idrobiologia. *1;* 169—212.

PIROCCHI, L., 1947. Isolamento ecologico e differenziazione di popolazioni di *Megacyclops viridis* Jur. nel Lago Maggiore. Memorie Ist. Ital. Idrobiol. *3;* 307—322.

TONOLLI, V., 1947. Differenziamento microgeografico in popolazioni planctiche di alta montagna. Memorie Ist. Ital. Idrobiol. *3;* 271—305.

— 1949. Ciclo biologico, isolamento e differenziamento stagionale in popolazioni naturali di un Copepode abitatore di acque alpine (*Arctodiaptomus bacillifer* Koelb.). Memorie Ist. Ital. Idrobiol. *5;* 95—144.

IV

BERG, L. S., 1928. Die Fauna des Baikalsees und ihre Herkunft. Arch. Hydrobiol. Suppl. Bd. *4;* 479—526.

BROOKS, J. L., 1950. Speciation in ancient lakes. Quart. Rev. Biology; *25;* 30—60.

CUNNINGTON, W. A., 1920. The fauna of the african lakes, a study in comparative limnology with special reference to Tanganyika. Proc. Zool. Soc. London.

EKMAN, S., 1913. Studien über die marinen Relikte der nordeuropäischen Binnengewässer. II. Die Variation der Kopfform bei *Limnocalanus grimaldii* (De Guerne) und *Limnocalanus macrurus* G. O. Sars. Intern. Revue *6;* 335—372.

HUTCHINSON, G. E., 1941. Lecture notes on Limnology (mimeographed).

SAURAMO, M., 1939. The mode of land upheaval in Fennoscandia during late-quaternary time. C. R. Soc. Géol. Finlande Helsinki, *13.*

VERESCAGIN, G. J., 1940. Origines et histoire de la faune et de la flore du Lac Baïkal. Intern. Revue, *40;* 390—421.